C. R. Acad. Sci. Paris, Sciences de la vie/Life sciences, 1993; 316 : 647-51

Dynamique et stabilité des humus au cours du cycle sylvogénétique d'une pessière d'altitude

ÉCOLOGIE
Ecology

NICOLAS BERNIER, JEAN-FRANÇOIS PONGE

N. B., J.-F. P. : Muséum National d'Histoire Naturelle, Laboratoire d'Écologie Générale, 4, avenue du Petit-Château, 91800 Brunoy, France.
Reprints : N. Bernier

Humus dynamics and stability during the sylvogenetic cycle in a mountain spruce forest

ABSTRACT

Humus form is governed by at least two factors in spruce forests of the French northern Alps. Forest dynamics induces rapid changes of humus form which result from permanent unstability in the relationships between primary producers and decomposers. This unstability increases with altitude, which drives the system up to a breaking-down point. This point is the upper limit of the forest. ▲

RÉSUMÉ

Deux facteurs de modification de la forme d'humus ont été mis en évidence dans une pessière des Alpes du nord. La dynamique forestière imprime des modifications rapides de la forme d'humus (de l'ordre de la dizaine d'années), résultant d'une constante instabilité des relations entre les producteurs primaires et les décomposeurs. L'accroissement de cette instabilité, observé avec l'altitude, conduit à un point de rupture qui est matérialisé par la limite supra-forestière. ▲

Mots clés : *humus, pessière d'altitude, cycle sylvogénétique.*
Key words : humus, mountain spruce forest, sylvogenetic cycle.

ABRIDGED VERSION

Humus takes a prominent place in forest ecosystems : it is the result of the functional relationships between primary producers (vegetation) and decomposer food webs (soil organisms) [1]. When environmental conditions are changing, then it may be thought that these relationships will change in turn [2]. Our work hypothesis was that any modification of the relationships between the decomposer food webs and primary producers will modify the general equilibrium and the dynamics of the forest ecosystem. In order to test this hypothesis we chose the communal spruce [*Picea abies* (L.) Karst.] forest of Macot-La-Plagne (Savoy, France), which is extending in altitude from 900 m (where regeneration and maintenance of the forest ecosystem are well managed) up to 2 200 m, after which the forest is replaced by an ericaceous heath [3]. Above 1 500 m altitude, regeneration problems really occur : the forest ecosystem is highly sensitive to different kind of stress conditions that may affect its capabilities for renewal [4]. From this observation is issued our second work hypothesis : the upper forest limit does not exist as such but is rather the materialization of the tolerance limit between woodland vegetation (trees comprised) and soil organisms. These relationships are already experienced at low elevation. Our study of humus profiles showed that, whatever the altitude, these interactions never conduct to an equilibrium. All studied profiles exhibited indices of unstability, which could be considered as the driving power of ecosystem dynamics. Humus form describes a cycle from mull, which is favourable to the regeneration of spruce, to dysmoder or even mor which are detrimental to young seedlings of this tree species [4, 5].

Note présentée par Théodore Monod.
Note remise le 7 décembre 1992, acceptée après révision le 5 mai 1993.

The restricted regeneration niche of spruce results in the mosaic pattern of the forest ecosystem, the elementary units of it being small surfaces each having a common history. The forest ecosystem may thus be considered as a patchwork made of the different developmental phases of the forest cycle [6].

Study of a humus profile : dense population of spruce trees about 30 years-old growing at 1 550 m elevation (Fig. 1). This profile *(Fig. 1)* was analysed by measuring, layer after layer, the volume ratio of each kind of element that was identifiable under the dissecting or the binocular microscope [7]. This ratio was quantified by help of a counting point method. Examination of this profile gave evidence of a succession of litter components that were varying in nature. Between 12 to 15 cm depth numerous dead roots of coniferous trees are juxtaposed to dead roots of wood rush [*Luzula sylvatica* (Huds.) Gaud.] and hair-grass [*Deschampsia flexuosa* (L.) Trin.]. This root litter layer is immediately topped with a thin layer of bark pieces. Above that, leaves and leaf bases of wood rush and hair-grass may be found with, above them, numerous moss fragments. At the soil surface, needle litter of spruce and larch is only visible. This sequence allows us to have a fairly good knowledge of the recent past of the site : a thick moss layer was present until canopy closure. Before the development of mosses, an herbaceous vegetation was present, the appearance of which coinciding with an important fall of coniferous bark. These bark pieces testify for the fall of trees over a relatively short period of time. The only remains of the past tree stand are bark, root litter, and tree strumps that are always visible on the site. This succession of plant deposits is juxtaposed to recent organo-mineral earthworm faeces. Their analysis reveals two important organic components : microcristalline fragments (plant cell wall pieces), and amorphous organic matter adsorbed to mineral particles. The former indicates

accumulation of mechanically degraded material, the latter is a proof that incorporation of humified organic matter to mineral matter is satisfactory. Humus is always of the mull form despite accumulation of successive litter layers for the last 30 years.
This demonstrates that it is possible, from the micromorphological study of an unique humus profile, to understand the past and present functioning of a small part of a forest ecosystem. Thus the most controversial point of synchronic analysis, the repetitiveness of the mechanisms by which a site way be time-related to another, may be validated [8]. The series of humus profiles that were taken in the same site reveals that the renewal of the forest ecosystem is sustained by dynamic processes where primary producers and decomposers play a key role. These processes take place in the humus profile, with a certain degree of inertia (due to the number of intermediary events that are necessary), thus explaining the time lags that are at the true origin of ecosystem dynamics. The whole surface of the forest is not at the same phase of this dynamic process, thus the forest cycle is achieved at the inside of small functional units that are relatively independant of each other.
Comparative study of the forest cycle along an altitudinal gradient : the problem of the upper forest limit. The study of a whole altitudinal gradient revealed progressive modifications of the processes that allow the forest cover to be self-maintained. At 900 m elevation, changes in humus profiles are weak, the form being always a mull. Nevertheless the shifts are far from neglectable. Acidity fluctuates from pH 5, under spruce-fir thickets 70 years-old, to pH 7 under aged individuals. At the higher montane level (1 500-1 700 m) changes in humus form are more pronounced but acidity remains high whatever the type of humus profile. Optimum for mull formation is in the clearings with herbaceous cover where a dense regeneration of spruce takes place. The optimum for moder formation is under spruce trees in full growth, 60 years after. The end of spruce growth is characterized by recovering of a mull humus under the action of anecic earthworms. The higher is the elevation, the more durable is the moder phase. At the upper forest limit, even the activity of the soil animal groups responsible for moder formation decreases. Humus turns to mor, with a dominant fungal activity. Thus, the higher is the elevation, the more the balance between producers and decomposers is impaired, rending the renewal of the forest cover problematical. This is confirmed by observing the distribution of ericaceous heath and associated humus forms. Above the forest limit, the ground is entirely covered by heath. Humus is of the mor type. Nevertheless this level is not the lower limit of the heath. In fact, between 1 500 and 2 000 m elevation, the two ecosystems (heath and forest) are coexisting without mixing them. At a given elevation, the bilberry (*Vaccinium myrtillus* L.) heath builds a humus profile that anticipates what is observed at a higher elevation in the forest ecosystem. For instance, humus is of the mor form in the heath although of the dysmoder form in the nearby forest islands. At 1 550 m elevation, humus is generally of the mull form, except under the heath and stands of growing spruce where it is a dysmoder. Thus when bilberry is present as a dense cover at the montane level, this is not only this subalpine species that arrives at this altitudinal level, but in fact the whole heath ecosystem, with all its compartments (including soil organisms).

Thus it seems reasonable to suppose that an antagonism between two co-existing but distinct ecological systems may exist [9], like it may happen between two distinct species belonging to the same ecosystem. Plant and animal species and upper soil horizons have functional links that give a response when mountain forest ecosystem are submitted to antagonistic conditions. Thus they insure the resilience of these ecosystems. ▲

L'humus a une place particulière dans l'écosystème forestier : il est la résultante des interactions entre les producteurs primaires (les végétaux) et le réseau des décomposeurs (les organismes du sol) [1]. Or, ces interactions n'ont aucune raison de rester telles quelles lorsque les conditions stationnelles changent [2]. Nous avons posé comme hypothèse que toute modification des interactions entre le réseau des décomposeurs et les producteurs primaires modifiera l'équilibre global et la dynamique de l'écosystème forestier. Les forêts d'altitude possèdent une source évidente de variation de ces interactions : l'altitude. La forêt communale de Mâcot-La-Plagne (Savoie, France), qui a été notre terrain d'étude, s'étend le long d'un gradient altitudinal qui va de 900 m, altitude où la régénération et le maintien d'un écosystème forestier ne posent aucun problème, jusqu'à 2 200 m, altitude au-delà de laquelle l'écosystème forestier laisse la place à une lande à éricacées. L'essence principale de cette forêt, l'épicéa commun [*Picea abies* (L.) Karst], se trouve dans son aire naturelle de répartition mais a été favorisé par l'homme dans la partie inférieure du transect au détriment du sapin pectiné (*Abies alba* Mill.) et dans la partie supérieure au détriment du pin cembro (*Pinus cembra* L.). Par ailleurs, les interventions humaines sont actuellement très limitées mais ont été fortes par le passé (fin du XVIIIe siècle). Il est probable que la lande à éricacées a connu un développement depuis l'abandon progressif de la transhumance. La pluviométrie varie altitudinalement de 1 000 à 1 900 mm/an. Le gradient altitudinal est concrétisé par 5 stations choisies pour leur homogénéité de substrat (colluvium de quartzite légèrement enrichi en schistes en bas de pente) et d'exposition (nord). Les sols varient de sols bruns colluviaux peu évolués à 900 m d'altitude à des sols podzoliques à l'étage subalpin, en passant par des rankers colluviaux aux altitudes intermédiaires [3]. A partir de 1 500 m d'altitude, les problèmes de régénération sont réels : la forêt est sensible à toutes sortes de stress qui réduisent ses facultés de renouvellement [4]. De cette observation découle notre principale hypothèse de travail : la limite supraforestière n'existe pas en tant que telle mais matérialise une limite de tolérance réciproque entre la flore forestière (arbres y compris) et les organismes du sol. Ces relations sont déjà mises à l'épreuve à basse altitude. Notre étude des humus a mis en évidence que, quelle que soit l'altitude, les interactions en question n'aboutissent jamais à un équilibre parfait de l'écosystème. Tous les humus étudiés ont révélé une instabilité qui s'est avérée être le principal moteur de la dynamique de l'écosystème. D'une part, la forme d'humus varie de façon cyclique entre des extrêmes représentés par les mulls, favorables à la régénération de l'épicéa dans cette pessière alpestre, et les dysmoders voire les mors, dans lesquels la régénération de cette espèce est hautement improbable [4]. Cette relation, vérifiée en Belgique [5], n'est peut-être pas générale (Toutain, communication personnelle). Il résulte de la niche de régénération très restreinte de l'épicéa une structure en mosaïque de l'écosystème forestier, dont les éléments unitaires (ou éco-unités) sont de petites surfaces caractérisées par une même histoire. L'écosystème forestier peu ou pas anthropisé est donc une mosaïque spatio-temporelle de phases de développement [6].

C. R. Acad. Sci. Paris, Sciences de la vie/Life sciences, 1993; 316 : 647-51

Étude d'un profil d'humus : exemple d'une éco-unité située à 1550 m d'altitude, caractérisée par un peuplement dense d'épicéas âgés de 30 ans *(Fig.1).*

Au centre de chaque éco-unité un profil d'humus a été établi sur une profondeur de 15 cm. Les diagrammes de la Figure 1 ont été réalisés en mesurant, microcouche après microcouche, les proportions volumiques des différents éléments figurés observables, soit à la loupe binoculaire, soit au microscope [7]. Ces proportions ont été établies grâce à la méthode du comptage par points. Le diagramme d'humus, réalisé à partir des observations à la loupe binoculaire, met en évidence une succession de litières de nature différente. Entre 12 et 15 cm de profondeur, l'humus est caractérisé par de nombreuses racines mortes de conifères juxtaposées à des racines de luzule [*Luzula sylvatica* (Huds.) Gaud.] et de canche [*Deschampsia flexuosa* (L.) Trin.], mortes elles aussi. Cette couche racinaire morte est directement surmontée par un mince dépôt de fragments d'écorce. A partir de ce même niveau, on retrouve des feuilles et des bases foliaires mortes de luzule et de canche et par-dessus, une grande quantité de résidus muscinaux. En surface, seule est visible la litière d'épicéa et de mélèze. Cette séquence permet de reconstituer l'histoire récente du site : un épais tapis de mousses à précédé la fermeture de la canopée par les jeunes épicéas. Antérieurement encore, une végétation herbacée était présente, et son apparition a coïncidé avec une chute importante d'écorces de conifères. Ces écorces sont les témoins d'importantes chutes d'arbres survenues dans une période de temps relativement limitée. Du peuplement d'épicéa présent avant cette période, il ne subsiste donc plus que ce dépôt d'écorces, une importante litière racinaire, et de nombreuses souches visibles sur le site. Cette succession de dépôts végétaux est juxtaposée à des déjections organo-minérales de lombrics récentes. Leur analyse au microscope permet de dégager deux fractions organiques importantes : la première, microcristalline, indique une accumulation de matériel végétal peu dégradé, la deuxième, amorphe, met en évidence une incorporation organo-minérale satisfaisante. L'humus reste un mull malgré l'accumulation de litières successives depuis plus de 30 ans.

Cet exemple démontre qu'au travers de l'étude micromorphologique d'un seul humus, il est possible de comprendre le fonctionnement passé et actuel d'une portion d'écosystème forestier à l'endroit précis du profil étudié. Ce résultat a donc permis de valider le point le plus hypothétique du principe de l'analyse synchronique : celui de la reproductibilité des mécanismes conduisant au passage d'un site à un autre par des liens purement temporels [8]. L'analyse synchronique ainsi réalisée montre que la dynamique interne de renouvellement de la forêt est assimilable à un cycle qui concerne les principales biocénoses de l'écosystème, à savoir les compartiments producteurs et décomposeurs, dont l'humus est le reflet des interactions. Ces deux compartiments agissent l'un sur l'autre avec une certaine inertie, d'où des décalages temporels qui sont à l'origine même de la dynamique de l'écosystème. Toute la surface forestière n'est pas dans la même phase de la dynamique, celle-ci se déroule donc au sein de petites unités relativement indépendantes les unes des autres.

Étude comparée du cycle sylvogénétique le long d'un gradient altitudinal : le problème de la limite supraforestière

L'étude d'un gradient altitudinal a mis en évidence des modifications progressives des processus permettant le maintien d'un couvert forestier. A 950 m d'altitude, les fluctuations de la forme d'humus sont de faible amplitude, celle-ci reste proche des mulls. Cependant, ces changements sont loin d'être négligeables. Le pH évolue entre un minimum de 5, sous les épicéas et sapins de 70 ans, et un maximum de 7 sous les individus âgés. A la limite supérieure de l'étage montagnard (1 500-1 700 m), les fluctuations de la forme d'humus sont par contre très importantes, mais l'acidité reste constamment forte. L'optimum de la phase mull s'observe alors peu après la période de clairiérage et la croissance des épicéas s'accompagne de l'élaboration d'humus de forme moder dont l'optimum de développement se situe lorsque les arbres ont eviron 60 ans. L'achèvement de la croissance des épicéas est caractérisé par l'installation de lombrics anéciques qui restaurent progressivement l'humus de forme mull. Plus la station étudiée est située en haute altitude, plus la phase moder est accentuée. A la limite supra-forestière, même la faune du sol génératrice des humus de forme moder est moins active. Il se forme un humus de forme mor, caractérisé par une activité biologique à dominance fongique. Par conséquent, plus l'altitude est élevée, plus les interactions entre les producteurs primaires et les décomposeurs génèrent un déséquilibre rendant de plus en plus problématique le maintien du couvert forestier. Cette observation est confirmée par l'étude de la répartition de la lande à éricacées. Au-delà de la limite supra-forestière, la lande occupe toute la surface disponible. L'humus qu'elle génère est de forme mor. Cependant, ce niveau ne constitue pas la limite inférieure de développement de la lande. En fait, entre 1 500 et 2 200 m d'altitude, les deux écosystèmes (lande et forêt) coexistent sans se mélanger. A une altitude donnée, la lande à myrtille génère un humus dont la forme anticipe ce que l'on observe à une altitude supérieure sous l'écosystème forestier. Par exemple, à 1 800 m d'altitude, l'humus de la lande est de forme mor alors qu'il est de forme dysmoder dans les îlots forestiers avoisinants. Par contre, à 1 550 m d'altitude, l'humus est généralement de forme mull, sauf sous la lande où il est de forme dysmoder, et transitoirement pendant la phase de croissance des arbres. Cette observation confirme donc que ce n'est pas seulement l'espèce myrtille (*Vaccinium myrtillus* L.) qui descend de l'étage subalpin dans l'étage montagnard, mais l'écosystème lande qui s'infiltre dans l'écosystème forestier.

Il est donc raisonnable de supposer qu'il existe des phénomènes de compétition entre systèmes écologiques différents [9], de la même manière qu'il existe des relations conflictuelles entre espèces appartenant à un même écosystème. Les liens fonctionnels entre les espèces végétales, les espèces animales et les horizons du sol (profil humifère) fournissent une réponse aux actions antagonistes auxquelles les écosystèmes forestiers de montagne ont à faire face en altitude et assurent de la sorte leur stabilité. ▼

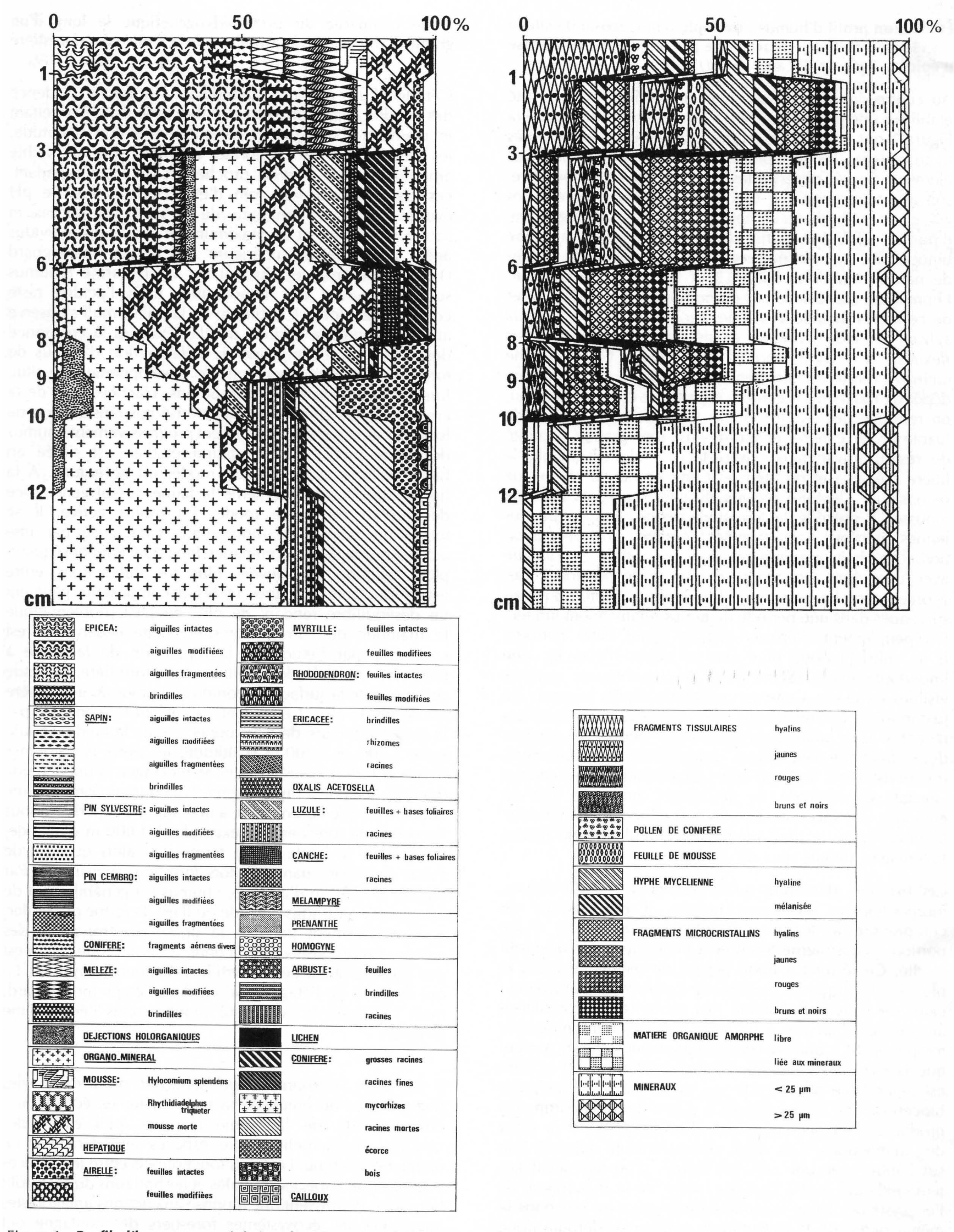


Figure 1. ***Profil d'humus sous épicéas de 30 ans, après fermeture de la canopée.*** *A gauche, représentation des éléments grossiers observables à la loupe binoculaire. A droite, fragments fins observables au microscope à contraste de phase (le tireté blanc sépare le matériel holorganique du matériel organo-minéral.*

RÉFÉRENCES

1. Lavelle P. 1987. Interactions, hiérarchies et régulations dans le sol : à la recherche d'une nouvelle approche conceptuelle. *Rev. Ecol. Biol. Sol* 24: 219-29.

2. Page G. 1971. Properties of some common Newfoundland forest soils and their relation to forest growth. *Can. J. Forest Res.* 1: 174-92.

3. Gensac P. 1988. Types de pessière et régénération en Moyenne Tarentaise (Savoie). *Rev. Forest Fr.* 40: 285-96.

4. André J., Gensac P., Gautier M. 1990. La régénération dans la pessière à myrtille. Description préliminaire de deux stations dans les Alpes septentrionales internes. *Bull. Ecol.* 21: 51-61.

5. Weissen F. 1979. La régénération naturelle de l'épicéa en Ardenne. *Bull. Soc. Roy. Forest. Belg.* 86: 115-23.

6. Oldeman R. A. A. 1990. Forests : elements of silvology. Berlin : Springer Verlag, 624 p.

7. Ponge J. F. 1984. Étude écologique d'un humus forestier par l'observation d'un petit volume, premiers résultats. I. La couche L1 d'un moder sous pin sylvestre. *Rev. Ecol. Biol. Sol* 21: 161-87.

8. Lepart J., Escarre J. 1983. La succession végétale, mécanismes et modèles : analyse bibliographique. *Bull. Ecol.* 14: 133-78.

9. André J., Gensac P. 1989. Vaccinium myrtillus et la régénération dans les pessières d'altitude : cas de deux stations dans les Alpes françaises septentrionales. *Acta Biol. Montana* 9: 135-42.